

**Experimente und Erhebungen zur Flügligkeit beim Gemeinen Grashüpfer,
Chorthippus parallelus (ZETTERSTEDT) (Caelifera: Acrididae)
- ein Beitrag zur Interpretation von Makropterie**

Günter Köhler

Summary

Experiments and surveys on wing forms in the Meadow grasshopper, *Chorthippus parallelus* (ZETTERSTEDT) (Caelifera: Acrididae) - a contribution to the interpretation of macropterism.

When rearing the Meadow grasshopper, *Chorthippus parallelus* (ZETTERSTEDT), regularly macropterous individuals occur. From altogether seven greenhouse experiments the results on macropterism are summarized and discussed. With initial densities of 25-126 larvae (L1/2) per cage macropteran percentages broadly scatter (>50% in both sexes can be observed), which hints at an induction in the early larval stages. The fecundity of macropterous females amounts to only about 20% compared with brachypterous females, due to a slower sexual maturation and a lower egg-pod number. Other fitness parameters (life span, egg number per pod, fertilization rate, embryonic development) are not or only slightly affected by macropterism. In a hybridisation experiment a reproductive inhibition also in macropterous males could be detected. From the surroundings of Jena/Thuringia, macropterans in altogether 15 (out of about 170) wild populations of *Ch. parallelus* were observed. Here macropterism stays both a regionally and a temporally rare phenomenon. Its dimensions are not clearly related to the yearly grasshopper densities nor to seasonal weather characteristics. The ecological meaning of macropterism is seen in a considerable decrease of the net reproduction following high densities within the populations.

Zusammenfassung

In Käfigzuchten des Gemeinen Grashüpfers, *Chorthippus parallelus* (ZETTERSTEDT), treten regelmäßig makroptere Individuen auf. Aus insgesamt sieben Gewächshaus-Experimenten werden die Ergebnisse zur Makropterie zusammengestellt und diskutiert. Bei anfänglichen Dichten von 25-126 Larven (L1/2) pro Käfig treten breitgestreute Makropterenanteile über 50% in beiden Geschlechtern auf, wobei es Hinweise auf eine Induktion bereits in frühen Larvenstadien gibt. Die Fekundität makropterer Weibchen beträgt aufgrund langsamer Reife und damit geringer Oothekenproduktion nur etwa 20% von jener mikropterer Weibchen. Andere Fitness-Parameter (Lebensdauer, Eizahl/Oothek, Befruchtungsanteil, Embryonalentwicklung) sind durch Makropterie nicht oder nur in sehr geringem Maße betroffen. Aus einem Kreuzungsversuch ergibt sich auch eine

Reproduktionshemmung bei makropteren Männchen. Aus dem Jenaer Raum liegen aus 15 (von ca. 170) Wildpopulationen von *Ch. parallelus* Beobachtungen langflügliger Tiere vor. Dabei bleibt Makropterie ein räumlich wie zeitlich seltenes Phänomen, dessen Ausmaß sich nicht klar mit den jeweiligen Heuschreckendichten und gar nicht mit jahreszeitlichen Witterungseinschätzungen in Einklang bringen läßt. Die populationsökologische Bedeutung der Makropterie wird in einer drastischen Verringerung der Nettoerproduktion infolge hoher Dichten gesehen.

1 Einleitung

Das spontane Auftreten langflügliger Individuen bei normalerweise kurzflügligen Arten ist für Heuschrecken aus evolutiver wie ökologischer Sicht in immer wieder neuen Facetten diskutiert und interpretiert worden (für Mitteleuropa zusammenfassend in INGRISCH & KÖHLER 1998). Dabei lassen sich die Befunde in Wildpopulationen und aus Laborexperimenten aus drei unterschiedlichen Blickwinkeln betrachten, die bislang noch kein einheitliches Bild ergeben, weil sowohl hinsichtlich der Ursachen für Makropterie als auch ihrer ökologischen Bedeutung verschiedene Ansichten favorisiert werden, während die Mechanismen der unmittelbaren Reizauslösung bislang nicht untersucht sind.

- (1) Makropterie als Ausprägung von Flügeldimorphismus (ROFF 1986): In sehr wandelbaren Lebensräumen ist Langflügligkeit eine Strategie, um pessimalen Bedingungen durch Abwanderung zu entkommen. Bleibt das Habitat über längere Zeit stabil, wird die Einsparung eines Teils der Flugorgane (besonders Muskelmasse) zugunsten der Reproduktion zum Fitnessvorteil, der sich - falls genetisch manifest - phylogenetisch allmählich durchsetzt.
- (2) Makropterie als Reaktion auf Umweltfaktoren (RAMME 1931, CLARK 1942, NADIG 1988): Das mitunter zeitgleiche Auftreten an verschiedenen Stellen eines größeren Gebietes sowie das singuläre Vorkommen in isolierten Habitaten legen die Vermutung einer klimatisch (durch hohe Feuchte) oder durch Parasitierung bedingten Langflügligkeit nahe.
- (3) Makropterie als Randerscheinung der Phasentheorie (beiläufig in UVAROV 1966; NADIG 1988): Infolge hoher Populationsdichten wandeln sich sonst solitär (ohne Bindung zu anderen Individuen) lebende Heuschrecken in gregäre Formen um, die sich durch ausgeprägtes massenhaftes Wanderverhalten (Larvenbänder am Boden, Imaginalschwärme in der Luft) auszeichnen. Langflügligkeit wäre demnach eine Folge von vorhergehendem Gregarismus im weitesten Sinne.

Diese drei Erklärungen sind insofern miteinander verbunden, als sie zum einen eine Reaktion auf veränderte Habitat- oder Populationsbedingungen einräumen und zum anderen den langflügligen Tieren ein Ausbreitungsvermögen unterstellen - eine Logik, der man sich nur schwer entziehen kann.

Um die Diskussion nicht mit möglichen taxonspezifischen Besonderheiten zu verwässern, ist die Beschränkung auf eine diesbezüglich vergleichsweise gut untersuchte Art sinnvoll, wobei in zwei Experimenten noch eine versuchsbedingte Begleitart (*Gomphocerippus rufus*) erwähnt ist. Die Konzentration auf

Makropterie beim Gemeinen Grashüpfer, *Chorthippus parallelus* (ZETTERSTEDT), bietet nämlich aufgrund wichtiger Beobachtungen und Experimente in den letzten beiden Jahrzehnten genügend Stoff für eine abermalige Auseinandersetzung, und macht damit *Ch. parallelus* gleichsam zum orthopterologischen Modellobjekt für Makropterie zumindest bei Feldheuschrecken. So konnten erstmals im Flug aufsteigende, abdriftende und abwandernde makroptere Individuen in teils enormen Stückzahlen beobachtet werden, womit das zuletzt von RITCHIE et al. (1987) in Abrede gestellte Flugvermögen im Freiland nachgewiesen wurde (BRUCKHAUS 1986; MANZKE 1993, 1995). Dabei traten zahlreiche makroptere Tiere bei sehr hohen Populationsdichten auf, wie es auch schon NADIG (1988) berichtete. Dagegen fanden RITCHIE et al. (1987) bei Laborexperimenten zwar die Photoperiode, nicht aber die Haltungsdichte als einen Auslöser für Makropterie. Unabhängig von der Verursachung gaben die Flugbeobachtungen zumindest der Hypothese Auftrieb, nach der langflüglige Tiere zur raschen Ausbreitung befähigt sind. Damit können auch die immer wieder verstreuten Funde makropterer *Ch. parallelus* in isolierten Habitaten als Einwanderer gedeutet werden (LAUBMANN 1994, MEINEKE 1994 und unpubl.).

Im folgenden werden Befunde aus eigenen, länger zurückliegenden Experimenten und aus Freilandbeobachtungen im mittleren Saaletal um Jena zusammengestellt und im Lichte der skizzierten Problematik diskutiert. Dabei soll allerdings nicht vom vermeintlichen Dispersalvermögen ausgegangen und das ihm anscheinend entsprechende Phänomen der individuellen Makropterie auch dahingehend interpretiert werden. Sondern es erscheint logischer, vom Phänomen und seiner Verursachung auszugehen und zu fragen, welche daraus folgenden individuellen Eigenschaften eigentlich für oder gegen eine Dispersalstrategie sprechen. Darauf aufbauend wird eine für Makropterie bislang noch nicht strapazierte ökologische Interpretation vorgeschlagen, welche die recht unterschiedlichen Ergebnisse im Freiland wie Labor gleichermaßen zu erklären versucht. Zwangsläufig wird dabei in der Diskussion auf Berührungspunkte zur Phasentheorie einzugehen sein.

2 Material und Methoden

2.1 Gewächshaus-Experimente

Die nachfolgend geschilderten sieben Experimente wurden von mir im Forschungsgewächshaus des vormaligen Wissenschaftsbereiches Ökologie der FSU Jena unter natürlichen Photoperioden durchgeführt. Von den drei vorhandenen Käfigtypen (klein, mittel, groß) kamen zwei Typen mit Sichtfenster und Vollgazebespannung sowie seitlichen Strumpfeingriffen zum Einsatz, die im folgenden als mittlerer (L 0,26 x B 0,26 x H 0,41 m; ca. 0,07 m² Grundfläche und ca. 0,03 m³ Volumen) und großer Käfig (0,36 x 0,36 x 0,48 m; ca. 0,13 m² und ca. 0,06 m³) bezeichnet werden. In den einzelnen Experimenten betrug der Abstand zwischen den Käfigen etwa 0,30-0,50 m, was den Heuschrecken potentiell Hör-, Sicht- und Riechkontakt untereinander ermöglichte. Das Tiermaterial stammte aus im Kühlschrank bei 5-7°C überwinterten Gelegen von Vorjahresexperimenten, das Herkunftsgebiet der Zuchttiere war (mit Ausnahme von Experi-

ment II) die Umgebung von Jena. Die Geschlechterverteilung der Junglarven blieb in allen Versuchen zufällig. In anderweitigen Experimenten schlüpften aus einzelnen Ootheken von *Ch. parallelus* häufiger mehr Männchen als Weibchen (REINHARDT & KÖHLER 1999).

Infolge unterschiedlicher Larvalmortalitäten in den einzelnen Käfigen änderten sich unvermeidlich auch die jeweiligen Dichteunterschiede über die Zeit. Als Futter diente in regelmäßigen Abständen frisch geschnittenes Knaulgras (*Dactylis glomerata*), und zur Bestimmung der Reproduktionsparameter befanden sich in den jeweiligen Käfigen zwei Plastschalen mit einem feingesiebten und stets etwas feucht gehaltenen Gartenerde-Sand-Gemisch zur Eiablage.

Einfluß der Haltungsdichte

Experiment I

Am 12./13.04. und 19./20.04.1981 wurden jeweils 120 und 80 Erstlarven von *Ch. parallelus* in großen Käfigen gehalten. Nach der Imaginalhäutung erfolgte am 03.06. eine Bestimmung der individuellen Flügligkeit (Tab. 1). Der Versuch wurde dann mit anderer Zielrichtung fortgesetzt.

Experiment II

Im August 1986 wurden Elterntiere aus dem Harzgrund bei Suhl gehalten und deren Ootheken im Kühlschrank überwintert. Nach kumulativem Schlupf vom 21.04.-18.05.1987 sind 126 Erstlarven von *Ch. parallelus* in einen großen Käfig gebracht worden. Im Zeitraum vom 03.-13.06. wurde die Flügligkeit der dann imaginalen Individuen bestimmt (Tab. 1) und der Versuch anderweitig fortgeführt.

Experiment III

Am 27.06.1986 wurden drei mittlere Käfige jeweils mit 100, 50 und 25 Larven (L1/2) von *Ch. parallelus*, ein vierter wurde mit 50 Larven von *Ch. parallelus* und 50 Larven von *Gomphocerippus rufus* bestückt. Die zweite, ohnehin vollflügelige Art ist aus rein versuchstechnischen Gründen eingesetzt worden, obwohl sie im Freiland nur selten mit *Ch. parallelus* zusammen und überdies viel später auftritt. Vom 19.-25.07. häuteten sich die Tiere zur Imago, und nach Feststellung der Flügligkeit wurde der Versuch beendet (Tab. 2).

Experiment IV

Im Folgejahr wurde dieser Versuch mit ebenfalls 4 Varianten in ähnlicher Weise wiederholt. Am 26.06.1987 sind drei mittlere Käfige mit jeweils 50, 46 und 25 frischgeschlüpften L1 und ein vierter Käfig ist mit 50 Larven von *Ch. parallelus* und 48 von *G. rufus* besetzt worden. Die Imaginalhäutung erstreckte sich hier vom 28.07.-12.08., wonach das Experiment beendet wurde (Tab. 2).

Einfluß des Stadiums

Experiment V

Der Versuch startete am 27.06.1986 mit einem großen Käfig (K 1) mit 160 L2 von *Ch. parallelus*, aus dem am 02.07. zwanzig L3 und am 07.07. zwanzig L4 entnommen und in jeweils gesonderte große Käfige (K2 und K 3) gesetzt wurden. Am 04.07. wurden 12 tote L3 (Käfig 2) durch 12 lebende L3 aus Käfig 1

ersetzt. Infolge höherer Mortalität befanden sich am 07.07. im ersten Käfig nur noch 88 Larven (L3/4). Die Imaginalhäutung erfolgte vom 19.-25.07. und nach Feststellung der Flügligkeit wurde der Versuch beendet (Tab. 3).

Reproduktionsparameter der Morphen und ihrer Hybriden

Experiment VI

Am 28.05.1986 wurden insgesamt 40 frisch gehäutete mikroptere (20 W, 20 M) und 40 makroptere Imagines (20, W, 20 M) jeweils in einen großen Käfig gesetzt und über einen Monat bis zum 28.06. gehalten (Tab. 4). In beiden Käfigen starben erst kurz vor Abschluß die jeweils ersten 3 Tiere, insgesamt 5 Männchen und 1 Weibchen, so daß eine etwa gleichbleibende Dichte über die Versuchsdauer erhalten blieb. Am 19./25.07.86 wurden noch 29 frisch gehäutete mesoptere Imagines (9 W, 20 M) in einen großen Käfig gesetzt und ebenfalls über einen Monat bis zum 19.08. gehalten. Die in den Ablageschalen befindlichen Ootheken wurden gezählt, wieder eingegraben und im Falle der ersten beiden Käfige bis zum 29.08., für die mesoptere Gruppe bis zum 03.10. weiter im Gewächshaus belassen, um möglichen Nondiapause-Schlupf festzustellen. Anschließend kamen alle Schalen bei 5-7°C in den Kühlschrank, und am 13.04.87 (mes), 09.06. (mik) und 03.07.87 (mak) wurden sie erneut ins Gewächshaus zum Schlupf der Larven gebracht. Die Zahl an geschlüpften Larven wurde anhand der Häutungsreste der vermiformen Larven ermittelt. Nach Schlupfende sind die ausgegrabenen Ootheken auf Resteier, und diese auf ihren Embryonalzustand (nach KÖHLER 1991) kontrolliert worden.

Experiment VII

Ein weiteres Experiment startete am 19.07.86 und endete nach einem Monat am 19.08.86. Hierbei wurde ein großer Käfig mit 18 mikropteren Weibchen und 20 makropteren Männchen, ein zweiter mit 20 makropteren Weibchen und 20 mikropteren Männchen besetzt (Tab. 4). Im Käfig mit den mikropteren Weibchen fanden sich am Ende nur noch 5 W (und 3 M), obwohl nur insgesamt 3 tote Tiere (W) gefunden wurden. Die Tiere müssen folglich im Laufe des Versuches aus dem an einer Stelle defekten Käfig entwichen sein, so daß in Tab. 4 nur mit einer mittleren Zahl von 9 Weibchen für die Oothekenproduktion gerechnet wird. In diesem Kreuzungsversuch wurde dann in der für Experiment VI geschilderten Weise weiter verfahren. Die Nachkommen aus beiden Kreuzungsversuchen wurden nach siebenmonatiger Überwinterung (03.10.86 bis 13.04.87) bei zufällig gleicher Startdichte von 67 Larven noch einmal bis zur Imago gehalten und erst dann ist das Experiment am 26.06.87 beendet worden.

2.2 Erhebungen in Wildpopulationen

Im Rahmen einer Heuschreckenkartierung (KÖHLER 1987) sind zumeist 1983-85 insgesamt über 300 Flächen im mittleren Saaletal um Jena überwiegend einmalig im Juli-September begangen und auf Arten protokolliert worden. Darunter fanden sich auf 165 Probeflächen auch Populationen von *Ch. parallelus*, von denen in wenigen auch Beobachtungen über makroptere Tiere gemacht wurden (Tab. 5).

Von 1979-83 wurde die Populationsdynamik von *Ch. parallelus* auf einem süd-exponierten Halbtrockenrasen (Onobrychido-Brometum, frische Subassoziatio als *Poa angustifolia*-Variante) im Leutratat bei Jena untersucht. Von Mai bis Oktober eines jeden Jahres wurden auf einer Fläche von 100 x 25 m in etwa zweiwöchigen Abständen jeweils 100 Fänge mit einem Biozönometer (bei kreisförmiger Grundfläche von 0,25 m² ergibt dies 25 m²) ausgeführt und die Heuschrecken auf der Probefläche aus dem Exhaustor unmittelbar in Wägegläschen mit 70%igem Ethylalkohol konserviert. Im Laufe der Untersuchungen sind insgesamt etwa 4.300 *Ch. parallelus* aller Stadien erfaßt und ausgewertet worden (KÖHLER & BRODHUN 1987). Im vorliegenden Zusammenhang werden die wenigen makropteren Tiere mit erwähnt und zur jeweiligen Larval- und Imaginaldichte eingetragen (Tab. 6).

Zur Untersuchung der Dynamik von Gomphocerinae-Assoziationen wurden 1981-84 im mittleren Saaletal um Jena auf 6 Testflächen jeweils Ende August / Anfang September einmalig 100 Fänge mit einem Biozönometer (siehe oben) durchgeführt (KÖHLER 1988). Daraus wird für den vorliegenden Beitrag ebenfalls die Makropterie bei *Ch. parallelus* recherchiert (Tab. 7).

2.3 Terminologie der Flügligkeit

Nach den von RAMME (1951) definierten und von HARZ (1957) übernommenen Begriffen zur unterschiedlichen Flügligkeit bei Heuschrecken können die Weibchen von *Ch. parallelus* als mikropter [Vorderflügel (Vfl) höchstens bis Abdomenmitte und überdecken sich mit Innenrändern, Hinterflügel (Hfl) bis auf Reste reduziert], die Männchen als brachypter (Vfl bis etwa Abdomenende, Hfl bis zur Flugunfähigkeit reduziert) bezeichnet werden. Im englischen Sprachgebrauch wird dagegen durchweg 'brachypterism' verwendet. Die entsprechenden langflügligen Formen wären demnach als holopter oder hyperpter einzuordnen, wobei RAMME nur für letztere angibt, daß hierbei die Flügel individuell erheblich die Normallänge überschreiten. Allerdings führt RAMME (1931, 1951) auch noch den Begriff 'makropter' für alle individuell langflügligen Formen sonst kurzflügliger Arten, also für eine Flügelverlängerung über das normale Maß hinaus, ein. Um die begriffliche Konfusion gering zu halten, wird im folgenden vereinfachend nur das Begriffspaar 'mikropter - makropter' sowohl für Weibchen als auch Männchen von *Ch. parallelus* verwendet, wobei damit Normal- und Langflügel-form (als 'Morphen' bezeichnet) gemeint sind. Im Reproduktionsexperiment wird noch eine (deutlich seltener auftretende) mesoptere Zwischenform unterschieden, die in allen anderen Versuchen mit zum makropteren Anteil gezählt wird.

3 Ergebnisse

3.1 Makropterie in Gewächshaus-Populationen

Einfluß der Haltungsdichte

Die Experimente I-IV wurden mit Dichten von 126-25 Junglarven begonnen und endeten mit Dichten von 107-13 Imagines pro Käfig. Der Anteil an langflügligen Tieren schwankte dabei erheblich zwischen 92% und 49%, wobei sich keine klare Tendenz zeigte, wonach höhere (Larval/Imaginal-)Dichte in jedem Fall

auch einen höheren Makropterenanteil zur Folge gehabt hätte. So ergaben sich bei den höchsten Startdichten von 126 und 120 Larven nur vergleichsweise mittlere Makropterenanteile von 70% und 63% (Tab. 1). Dagegen trat der höchste Makropterenanteil von 92% bei einer Larvendichte von (nur) 50 Tieren auf (Tab. 2, Exp. III), während der niedrigste Anteil von 49% aus genau derselben Larvendichte in einem anderen Experiment resultierte (Tab. 2, Exp. IV). Aus diesem Grunde ließ sich auch nicht feststellen, inwieweit die Dichte einer anderen Art (hier *G. rufus*) die Makropterie bei *Ch. parallelus* zusätzlich beeinflusst.

In den Experimenten I und II traten nach Startdichten von 126, 120 und 80 Larven nahe beieinander liegende Makropterenanteile von 70%, 63% und 66% auf, wobei die 80 Larven von einer sehr hohen Mortalität betroffen waren. Der Makropterenanteil war bei Weibchen in einem Falle deutlich, in zwei Fällen nur leicht gegenüber jenen der Männchen erhöht (Tab. 1).

Tab. 1: Einfluß der Larvendichte (n / großer Käfig) auf die Ausbildung mikropterer (mik) und makropterer (mak) Morphen bei *Chorthippus parallelus*.
L1 - Erstes Larvenstadium (Startgruppe), Im - Imagines.

| Geschlecht | L1 | Larvenmortalität | Im (gesamt) | Im (mik) | Im (mak) |
|------------------|-----|------------------|-------------|----------|-----------|
| Gesamt (Exp. II) | 126 | 34% | 83 | 25 (30%) | 58 (70%) |
| Männchen | | | 44 | 18 (41%) | 26 (59%) |
| Weibchen | | | 39 | 7 (18%) | 32 (82 %) |
| Gesamt (Exp. I) | 120 | 11% | 107 | 40 (37%) | 67 (63%) |
| Männchen | | | 54 | 21 (39%) | 33 (61%) |
| Weibchen | | | 53 | 19 (36%) | 34 (64%) |
| Gesamt (Exp. I) | 80 | 56% | 35 | 12 (34%) | 23 (66%) |
| Männchen | | | 15 | 6 (40%) | 9 (60%) |
| Weibchen | | | 20 | 6 (30%) | 14 (70%) |

Das Experiment III (1986) ergab in allen vier Ansätzen (K1-K4) einen langflügligen Anteil um 80%, bei 50 Larven/Käfig sogar über 90% (Tab. 2). Hier zeigte sich, daß bereits die niedrigste Dichte von 25 Ind./Käfig ausreichte, um einen hohen Makropterenanteil zu induzieren. Die Imaginalhäutung beider Morphen wies in den einzelnen Käfigen keine wesentlichen zeitlichen Unterschiede auf. Beide Geschlechter waren in ähnlichem Ausmaß (80-90% langflüglige) von der Morphenveränderung betroffen, nur bei 50 Ind./Käfig waren am Ende alle Weibchen makropter. Bei hoher Dichte kam es zu einer geringfügigen Verzögerung der Larvalentwicklung. So betrug bei Versuchsende nach einem Monat der Larvenanteil bei 100 Ind./Käfig noch 12%, bei 50 Ind./Käfig nur 0,3%, und bei 25 Ind./Käfig waren bereits drei Tage zuvor sämtliche Heuschrecken adult.

Tab. 2: Einfluß der Larvendichte (n / mittlerer Käfig) auf die Ausbildung mikropterer und makropterer Morphen bei *Chorthippus parallelus* (par). ruf - Larven von *Gomphocerippus rufus*. In Klammern - Makropterenanteile je Käfig (K1-K4).

| Parameter / Käfig | K 1 | K 2 | K 3 | K 4 |
|----------------------------------|----------|-------------|----------|----------|
| 1986; Exp. III; Startzahl (L1/2) | 100 | 50 + 50 ruf | 50 | 25 |
| Larvmortalität | 26% | 18% (par) | 26% | 8% |
| Imagines, gesamt | 74 | 41 par | 37 | 23 |
| Mikropter | 14 | 7 | 3 | 5 |
| makropter | 60 (81%) | 34 (83%) | 34 (92%) | 18 (78%) |
| 1987; Exp. IV; Startzahl (L1) | 50 | 50 + 48 ruf | 46 | 25 |
| Larvmortalität | 34% | 64% (par) | 33% | 48% |
| Imagines, gesamt | 33 | 18 par | 31 | 13 |
| mikropter | 17 | 7 | 12 | 5 |
| makropter | 16 (49%) | 11 (61%) | 19 (61%) | 8 (62%) |

Im Experiment IV (1987) lag unter vergleichbaren Startbedingungen wie im Experiment III der langflüglige Anteil in den Käfigen 2 bis 4 mit 61-62% insgesamt etwa 20% unter jenem des Vorjahres, in einem Falle (50 Larven/Käfig) sogar leicht unter 50% (Tab. 2), was der in allen Ansätzen höheren Larvalsterblichkeit im Vergleich zu 1986 und folglich geringeren mittleren Individuendichten geschuldet sein könnte. Wie in Experiment III unterschied sich der mittlere Zeitpunkt der Imaginalhäutung nicht zwischen den Morphen. In zwei Käfigen waren die Männchen, in zwei anderen die Weibchen anteilig stärker von Makropterie betroffen.

Einfluß des Stadiums

In den drei Versuchsansätzen des Experiments V (Tab. 3) lag der langflüglige Anteil zwischen 92% und 78%, wobei die als L3 und L4 getrennt und unter dann sehr viel niedrigerer Dichte (20 Ind./Käfig) gehaltenen Zuchten auch die etwas niedrigeren Werte aufwiesen. Doch erlaubt dieser Versuch keinen klaren Schluß über den stadienbezogenen Zeitpunkt der Makropterie-Induktion. Entweder sind selbst 20 Tiere noch zuviel, so daß dabei bereits ein erheblicher Teil langflüglig wird, oder die insgesamt hohen Makropterenanteile verweisen bereits auf einen frühen Induktionszeitpunkt etwa im 2. Larvenstadium.

Unabhängig davon trat im Ausgangskäfig mit ursprünglich 160 Larven eine hohe Mortalität auf, nach der mit 38 toten Tieren der Verlust fast ebenso hoch war wie durch die 40 im Versuchsverlauf ausgegliederten Individuen.

Tab. 3: Einfluß verschiedener Stadiendichten auf die Ausbildung mikropterer (mik) und makropterer (mak) Morphen bei *Chorthippus parallelus*. L2/4 - Larvenstadium, Im - Imago.

In Klammern - Makropterenanteil je großer Käfig (K1-K3). Experiment V.

| Datum / Käfig | K 1 | K 2 | K 3 |
|----------------|------------|-----------------|------------|
| 27.06.86 | 160 L2 | - | - |
| 02.07. | 140 L2/3 | 20 L3 | - |
| 04.07. | 125 L3 | 8 L3 (+ 12 neu) | - |
| 07.07. | 88 L3/4 | 20 L3/4 | 20 L4 |
| 19.07. | 87 L4/Im | 20 L4/Im | 19 L4/Im |
| 19.-25.07. mik | 6 | 3 | 4 |
| 19.-25.07. mak | 66 (91,7%) | 17 (85,0%) | 14 (77,8%) |

Morphenunterschiede in der Reproduktion

Aus dem Experiment VI ergaben sich insgesamt 98 Ootheken mit 498 Eiern. Nimmt man die normalflüglige, mikroptere Zuchtgruppe als Maßstab für Parameteränderungen infolge Langflügligkeit, so war die Oothekenproduktion eines Monats bei mesopteren Weibchen um 36%, bei makropteren Weibchen um 79% verringert (Tab. 4). Da aber die Eizahl pro Oothek relativ geringfügige Unterschiede zwischen den Morphen aufwies, waren Ei- und Schlupfzahl pro Weibchen bei Makropteren wiederum in ähnlichem Maße reduziert wie die Ootheken. Die Nettoerzeugung (also Schlupfzahl/W) war bei mikropterer und mesopterer Gruppe etwa gleich, während die makroptere Gruppe nur ein reichliches Fünftel dieser Werte erreichte. Einzig der Schlupfanteil der meso- und makropteren Gruppe fiel mit jeweils reichlich 70% höher aus als bei der mikropteren Gruppe mit 59%. Da der Versuch nach einem Monat abgebrochen wurde, ist daraus nicht ableitbar, wie sich das offenbar stark verzögerte Ablageverhalten der makropteren Weibchen in der Folgezeit noch entwickelt hätte. Doch ist aufgrund der dann einsetzenden Sterblichkeit mit einer Beibehaltung dieser Unterschiede zu rechnen.

Bei der makropteren Gruppe fanden sich Resteier (ohne Schlupf) in 57%, bei der mesopteren in 83% und bei der mikropteren Gruppe in 74% aller Ootheken. Die bei den makropteren Weibchen erfolgte Embryonalkontrolle von 15 Resteiern ergab 11 unbefruchtete Eier und 4 kurz vor dem Schlupf steckengebliebene Embryonen. Bei mesopteren Weibchen waren von 29 kontrollierten Resteiern 16 vertrocknet/unbefruchtet, 9 in der späten Anatrepsis und 4 kurz vor dem Schlupf. Dies entspricht auch den bekannten Verhältnissen in Eipopulationen von *Ch. parallelus* (KÖHLER 1991) und läßt auf keine makropteriebedingten Besonderheiten in der Embryonalentwicklung schließen. Weiterhin ergab sich der (nicht quantitativ belegbare) Eindruck, daß die mikroptere Gruppe einen höheren Nahrungsverbrauch als die makroptere hatte.

Die insgesamt 66 Ootheken der mikropteren Gruppe ergaben 190 Larven, von denen 19 (10%) bereits ohne Diapause schlüpften. Dagegen kam die makroptere

Gruppe auf nur 14 Ootheken mit 43 Larven, die allesamt erst nach der Kühlephase schlüpften. Die Zeit vom Warmstellen bis zum Schlupf war für Diapause-Embryonen in beiden Ansätzen ähnlich und lag im Mittel bei 17-21 Tagen. Bei der mesopteren Gruppe wurde der Nondiapause-Schlupf nicht abgewartet.

Aus den Ende Juli 1987 geschlüpften 43 Larven der makropteren Gruppe lebten am 15.08. noch etwa 15 L2/3 und Anfang September noch 7 Imagines, die außer einem Tier sämtlich (wieder) mikropter waren.

Tab. 4: Reproduktionsparameter verschiedenflügler Morphen und deren Kreuzung von *Chorthippus parallelus* nach einmonatiger Imaginalzeit.
mik - mikroptere, mes- mesoptere, mak - makroptere Morphe, M - Männchen, W - Weibchen.
In Klammern: Jeweils Anteil im Vergleich zur mikropteren (Normal-) Morphe. Experimente VI und VII.

| Parameter/Morphe | mik | mes | mak | $W_{\text{mak}} \times M_{\text{mik}}$ | $W_{\text{mik}} \times M_{\text{mak}}$ |
|------------------|------------|------------|------------|--|--|
| Startzahl W | 20 (+20 M) | 9 (+20 M) | 20 (+20 M) | 20 (+20 M) | 18 (+20 M) |
| Mittlere Zahl W | 20 | 8,7 | 20 | 19,7 | 9,0 |
| Oothkenzahl/W | 3,3 (100%) | 2,1 (64%) | 0,7 (21%) | 0,8 (24%) | 1,8 (55%) |
| Eizahl/Oothek | 4,9 | 6,3 (129%) | 4,2 (86%) | 5,6 (114%) | 5,4 (110%) |
| Eizahl/W | 16,2 | 13,2 (81%) | 2,9 (18%) | 4,5 (28%) | 9,7 (60%) |
| Schlupfzahl/W | 9,5 | 9,4 (99%) | 2,2 (23%) | 3,4 (36%) | 7,4 (78%) |
| Schlupfanteil | 59% | 71% | 76% | 76% | 80% |

Morphenhybride und Reproduktion

Aus dem Experiment VII ergaben sich insgesamt 31 Ootheken mit 170 Eiern. Es zeigt, daß die Reproduktion (als Ootheken-, Ei- und Schlupfzahl pro W) auch dann erniedrigt ist, wenn nur ein Paarungspartner makropter ist (Tab. 4). Betrifft dies das Weibchen, so ergeben sich mit einer Verringerung um 70-80% ähnliche Werte wie im Falle einer vollständig, also in beiden Geschlechtern makropteren Gruppe (Tab. 4). Ist nur das Männchen langflügelig, kommt es ebenfalls zu einer Verringerung um etwa 40%, also auf einen reichlich halb so niedrigen Stand (Zahlen hier infolge Versuchsfehler nur vorsichtig zu interpretieren).

Der Schlupfverlauf der Folgegenerationen aus beiden Kreuzungen war nur geringfügig unterschiedlich. Aus den am 13.04.87 aus dem Kühlschrank entnommenen Gelegen schlüpften am 26./27.04. die ersten Larvenmengen, wobei sich deren Anteil am Gesamtschlupf im Falle der mikropteren Elternweibchen auf 60% und der makropteren Elternweibchen auf 42% belief. Bei in beiden Varianten zufällig gleicher Schlupfzahl von 67 Larven verteilte sich der Schlupf bei den mikropteren Eltern-W über 8 Tage, bei den makropteren über 12 Tage. In 10 von 16 Ootheken der mikropteren Eltern-W und in 5 von 15 Ootheken der makropteren fanden sich Resteier, die in beiden Fällen zu 50-60% vertrocknet/unbefruchtet und zu 20-40% kurz vor dem Schlupf steckengeblieben waren.

Aus den jeweils 67 L1 beider Folgegenerationen entwickelten sich bei nahezu gleicher Mortalität 54 (bei mikropteren Eltern-W) und 52 Imagines (bei makropteren Eltern-W), mit einem langflügeligen Anteil von 69% bzw. 65%. In beiden Fällen häuteten sich in den ersten beiden Tagen bereits etwa 80% der kurzflügeligen, aber nur 60% der langflügeligen Morphe, was auf eine leicht verzögerte Imaginalhäutung letzterer schließen läßt.

3.2 Makropterie in Wildpopulationen

Die bislang bekannten Fakten einschließlich der zuvor aufgeführten Gewächshaus-Befunde weisen der Larvendichte eine herausragende Rolle bei der Induktion makropterer Imagines derselben Generation zu. Folglich sollte man auch im Freiland eine ähnliche Tendenz erwarten.

Bei Erhebungen im Jenaer Raum ergaben sich sowohl hinsichtlich des räumlichen wie auch zeitlichen Auftretens langflügliger *Ch. parallelus* eine große Seltenheit und Spontanität. So lieferten Kartierungsbeobachtungen nur auf 10 (6%) von 165 *parallelus*-Flächen jeweils nur einzelne oder wenige makroptere Individuen, wobei solche jedoch in unterschiedlich feuchten Habitaten und über ein weites Dichtespektrum auftraten (Tab. 5).

Tab. 5: Auftreten makropterer Individuen von *Chorthippus parallelus* bei einmaligen Bonituren von 165 *parallelus*-Flächen im mittleren Saaletal um Jena.
Grobe Dichteschätzung: v - vereinzelt Tiere (<0,1 Ind./m²), + niedrig (0,1-1 Ind./m²), +++ sehr hoch (>10 Ind./m²),
M - Männchen, W - Weibchen (genaue Anzahl mitunter nicht aufgezeichnet)

| Datum | Fundort | Habitat | Dichte | Makroptere |
|----------|---------------|--------------------|--------|------------|
| 18.09.91 | Napolconstein | Halbtrockenrasen | v | 1 M |
| 19.08.85 | Porstendorf | Frisch/Feuchtwiese | v | M, W |
| 12.09.85 | Kunitzburg | Trockenrasen | + | >1 W |
| 18.07.83 | Ammerbach | Halbtrockenrasen | + | mak. Ind. |
| 21.07.83 | Oberauc | Frischwiese | + | M, W |
| 19.07.83 | Rothenstein | Frischwiese | + | mak. Ind. |
| 11.09.85 | Kunitz-Laasan | Frischwiese | +++ | >1 W |
| 26.07.83 | Pennickental | Halbtrockenrasen | +++ | M, W |
| 31.08.79 | Leutratat | Halbtrockenrasen | +++ | 3 W |
| 21.07.83 | Mönchberg | Halbtrockenrasen | | 1 M |

Tab. 6: Makroptere Individuen (in Klammern) in einer Wildpopulation von *Chorthippus parallelus* im Leutratat bei Jena über 5 Jahre (1979-83). M - Männchen.

| Maximale Dichte | 1979 | 1980 | 1981 | 1982 | 1983 |
|-----------------------------------|------|------|------|------|-----------|
| Larven (Ind. / m ²) | 5,3 | 2,6 | 2,4 | 1,2 | 7,1 |
| Imagines (Ind. / m ²) | 3,7 | 1,3 | 1,3 | 0,9 | 4,5 (4 M) |

Bei fünfjährigen quantitativen Untersuchungen auf ein und derselben Fläche wurden nur in einem Jahr langflüglige Formen gefunden (Tab. 6). Betrachtet man die entsprechenden Dichten, so fällt bei dieser Population im Leutratal auf, daß einzelne makroptere Tiere tatsächlich nur 1983 auftraten, wo die Larvendichte, anders als in den Vorjahren, über 7 Ind./m² und die Imaginaldichte über 4 Ind./m² lag (Tab. 6).

Tab. 7: Makroptere Individuen (in Klammern) von *Chorthippus parallelus* in Gomphocerinae-Assoziationen im mittleren Saaletal um Jena. Imaginaldichten (n/m²): *Ch. parallelus* / alle Gomphocerinae. Jeweils einmalige Erfassung mit 100 Biozönometerfängen (=25m²) im August 1981-84. A - Arrhenatheretum (nur Leutratal, alle anderen Flächen Mesobrometum), M - Männchen, W - Weibchen.

| Probefläche | 1981 | 1982 | 1983 | 1984 |
|---------------|------------|------------|------------------|-----------------|
| Sonnenberge | 0 / 1,1 | 0 / 2,1 | 0 / 4,2 | <0,1 / 1,8 |
| Lobdeburg | <0,1 / 1,2 | 0 / 1,2 | <0,1 / 4,5 (1 W) | 0 / 3,0 |
| Kunitz | <0,1 / 1,5 | 0 / 1,6 | 0,2 / 5,6 | 0,5 / 4,8 |
| Hausberg | <0,1 / 2,4 | <0,1 / 4,1 | 0 / 5,1 | 0 / 4,3 |
| Dohlenstein | 0,4 / 1,9 | 0,2 / 2,2 | 0,5 / 7,0 | 0,2 / 2,8 (1 W) |
| Leuchtenburg | 0,5 / | | | |
| Leutratal | | | | 1,0 / (1) |
| Wöllnitz | 0,7 / 2,8 | 0,6 / 2,3 | 1,8 / 5,3 (2 W) | 2,5 / 6,8 (2 W) |
| Leutratal (A) | 0,8 / | 1,4 / | 2,0 / (2 M) | 2,5 / (1 W) |

Diese Tendenz ließ sich jedoch anhand einmaliger quantitativer Fänge auf neun anderen Flächen im Saaletal (aber teils in denselben Jahren) nur grob bestätigen. So traten Makroptere zwar auch nur 1983 und 1984 auf, also in den Jahren mit insgesamt höheren Imaginaldichten als 1981 und 1982. Doch innerhalb der Jahre kamen sie auf Flächen mit vergleichsweise niedrigen wie auch hohen Dichten vor, und zwar unabhängig davon, ob nur *Ch. parallelus* betrachtet (<0,1 - 2,5 Ind./m²) oder die gesamte Gomphocerinae-Assoziation einbezogen wird (2,8 - 6,8 Ind./m²).

Sieht man einmal von der Dichte ab, läßt sich das jährweise offenbar gehäufte Auftreten makropterer Tiere nicht mit den regionalen jahreszeitbezogenen Witterungsgegebenheiten (Meteorologische Station Jena, 1979-1985) in Einklang bringen. So folgte 1983 einem trockenwarmen Frühling ein warmer Sommer, während 1984 das Frühjahr kalt blieb und der Sommer recht feucht ausfiel (HEINRICH et al. 1998). Kurzzeitigere Witterungsparameter sind allerdings nicht geprüft worden und habitatspezifische Werte standen nicht zur Verfügung.

4 Diskussion

Die individuelle Veränderung von Heuschrecken, insbesondere bei Acridoidea, infolge hoher Dichte im Habitat oder in der Laborzucht ist ein weitverbreitetes Phänomen mit Auswirkungen auf zahlreiche Körpereigenschaften der Insekten (UVAROV 1966, INGRISCH & KÖHLER 1998). Dabei läßt das Spektrum an (teils analogen) Erscheinungen, von denen Makropterie nur eine ist, keine einheitliche Erklärungshypothese erwarten.

Reizauslösung

Der nachfolgend diskutierten Dichte als Hauptursache für die Bildung makropterer Heuschrecken müssen dichtebedingte individuelle Verhaltens- und Reaktionsmuster zugrundeliegen, die bislang aber nicht bekannt sind. Stellvertretend dafür lassen sich nur Befunde zum dichteinduzierten Gregärverhalten zumeist bei Wanderheuschrecken heranziehen, obwohl sich beide Phänomene in wesentlichen Eigenschaften unterscheiden (Tab. 8). Dazu sind in den letzten zwei Jahrzehnten sowohl zu den sensorischen Mechanismen als auch den daraus resultierenden Faktoren zahlreiche experimentelle Untersuchungen - zumeist an *Schistocerca gregaria* (FORSKAL), aber auch an *Locusta migratoria* (L.) - angestellt worden. Die daraus resultierenden neuen Befunde und biologischen Konsequenzen wurden bereits mehrfach zusammenfassend dargestellt (LOHER 1990, SCHMIDT 1997, PENER & YERUSHALMI 1998), wobei als reizauslösend für gregäres Verhalten vor allem olfaktorische und taktile Signale bekannt geworden sind.

Aus Experimenten über den Farbwechsel bei *S. gregaria* postulierte NOLTE (1963) als erster die Existenz eines über die Luft sich ausbreitenden Aggregationspheromons, dessen Hauptkomponente später als Locustol (5-Ethylguaiaicol = 2-Methoxy-5-Ethylphenol) in die Literatur einging. Es wird im Kropf der Heuschrecke als Nebenprodukt aus dem Ligninabbau der Grasnahrung gebildet und mit dem Kot ausgeschieden. Die anschließende Wahrnehmung des sich verflüchtigenden Stoffes durch andere Individuen ist noch nicht gänzlich geklärt. So gibt es Befunde, nach denen Antennen oder über den Körper verteilte Chemo-rezeptoren beteiligt sein könnten, und auch ein Eindringen durch die Atemöffnungen ist vermutet worden (zuf. LOHER 1990). Zumindest lassen sich zwei unterschiedliche Pheromongruppen unterscheiden: ein von (allen) Nymphenstadien produziertes Pheromon, welches ausschließlich auf diese wirkt sowie eine von älteren Imagines produzierte Pheromonmischung (mit Guaiacol, Phenol, Veratrolen u.a.), welche nur auf jüngere und ältere Imagines wirkt (OBENG-OFORI et al. 1993). Darüber hinaus sind noch weitere, mit der Reproduktion in Verbindung stehende Pheromongruppen entdeckt worden (zuf. LOHER 1990).

Durch hohe Dichte wandelt sich das individuelle Verhalten der Heuschrecke und damit auch endogen ihre 'physiologische Phase'. So änderte die Grüne Strandschrecke, *Aiolopus thalassinus* (FABRICIUS), in Massenhaltung zwar weder Färbung noch Morphometrie, doch ergaben sich viel höhere Energiereserven in der Hämolymphe (Lipide und Kohlenhydrate) und eine gesteigerte Atmung sowie ein mehrfach höherer individueller Futterverbrauch. Im Verhalten zeigten die Nymphen einen im Vergleich zur Einzelhaltung signifikant sehr viel höheren Bewegungsdrang sowie eine geringfügig stärkere soziale Aggregation. Damit zeigt

ten sich bei dieser nicht aggregierenden Heuschreckenart ähnliche physiologischen Wirkungen und Verhaltensänderungen wie bei der gleichzeitig untersuchten *L. migratoria* (L.) (HEIFETZ et al. 1994, HEIFETZ & APPLEBAUM 1995). Neueste Experimente an *S. gregaria* weisen nach, daß dabei physische Kontakte der Tiere die wohl entscheidende Rolle spielen, wobei die Reize von über den Körper verteilten berührungssensitiven Haaren und anderen Mechanorezeptoren aufgenommen werden könnten. Doch ergab die mechanische Reizung von zehn Körperregionen der Nymphen, daß Reize auf die äußere hintere Femurseite die stärkste Verhaltensänderung zum Gregarismus auslösten, während Reize an anderen Partien keine solchen starken Wirkungen zeigten (SIMPSON et al. 2001). Bei Gomphocerinae gelang es bislang nicht, überhaupt pheromonartige Substanzen nachzuweisen. So liegt es nahe, für die Herausbildung makropterer Tiere zumindest taktile Reize anzunehmen, als Folge häufigen Körperkontakts bei hohen Larvendichten. Allerdings fehlen hierzu noch entsprechende Beobachtungen und Experimente.

Dichte

Die Tatsache, daß in Zuchten von *Ch. parallelus*, die wenigstens vom Schlupf an bis zur Imaginalhäutung durchgeführt werden, unter verschiedenen abiotischen Bedingungen regelmäßig und nahezu unvermeidbar langflüglige Individuen auftreten, spricht für einen zentralen Einfluß der Haltungsdichte und damit gegen anderweitige Schlußfolgerungen. Allerdings zeigen die durchgeführten Experimente als Kompaktversuche (also ohne die Möglichkeit einer statistischen Bearbeitung !) einen durchweg hohen Makropterenanteil (>50%) bei ganz verschiedenen hohen Haltungsdichten (> 25 Ind./Käfig) und keine klaren Entsprechungen zwischen beiden Parametern. Dies legt eine Schwellenhypothese nahe, nach der es bei einer noch niedrigeren Dichte bereits zur Induktion kommt, wobei die Individuen physiologisch in unterschiedlicher Weise (? und dazu genetisch verschieden veranlagt) umschalten. Auf diese Weise ist in den Käfigen der Makropterieanteil von Anfang an recht hoch, doch spielt letztlich die individuelle Veranlagung die entscheidende Rolle. Die Population reagiert also ab einer bestimmten Dichte spontan mit der Ausbildung makropterer Individuen, ohne daß mit weiter zunehmender Dichte deren Anteil graduell zunimmt.

Die Kluft zwischen Labor- und Wildpopulationen ist bei näherer Betrachtung so erheblich, daß eine Übertragung von Befunden nur selten möglich ist. Die Nachahmung von Verhältnissen in Wildpopulationen durch Experimente im Labor scheitert nämlich daran, daß sehr hohen Freilanddichten in Mitteleuropa (>5-30 Ind./m² - INGRISCH & KÖHLER 1998) nur mit niedrigsten Käfigdichten entsprochen werden kann. So würde bei Pärchenhaltung in den hier verwendeten großen Käfigen die vergleichbare Dichte im Freiland schon 15 Ind./m², bei Haltung in mittleren Käfigen bereits 29 Ind./m² betragen. Somit liegen alle in den Experimenten angesetzten Dichten von *Ch. parallelus* das 25-100fache über Freilanddichten in für Heuschrecken äußerst günstigen Jahren, so daß der zumeist sehr niedrige Makropterenanteil in Wildpopulationen damit erklärt werden kann. Regelrechte Massenvermehrungen von *Ch. parallelus* in Mitteleuropa sind selten, und dann nur auf bestimmte Habitate beschränkt. Als Beispiel seien zwei Flächen (Wirtschaftsgrünland) bei Bonn genannt, auf denen 1984 bei geschätz-

ten Dichten von 200 Ind./m² (!) zahlreiche makroptere Tiere auftraten (BRUCKHAUS 1986).

Unter Annahme einer grundsätzlich dichteinduzierten Makropterie lassen sich aber auch die vermeintlich witterungsbedingten Befunde erklären. Hohe Feuchte (im Gebirge, Habitat oder Frühsommer) führt zu einer Verkürzung des Schlupfzeitraumes (also nicht zur Verkürzung der Zeit bis zum Schlupf !) und damit zu konzentriertem Larvenschlupf, wobei die Tiere noch einige Zeit in unmittelbarer Nähe ihres Schlupfortes verbleiben. Hier könnte dann schon die Induktion erfolgen (für die möglicherweise bereits die Nachkommendichte aus einer Oothek ausreicht - OPITZ, in lit.). Und erst später fallen in der durch anhaltend kühles Wetter ohnehin schwachen Population die Makropteren als verstreute Einzelfälle auf.

Fitness

Die Beurteilung von Fitnessparametern aus derart ausgeführten Experimenten wird dadurch erschwert, daß sowohl die Haltungsdichte als solche als auch die dabei entstehenden langflügligen Morphen als mitunter kaum trennbare Einflußgrößen zu berücksichtigen sind. Dabei liegt im vorliegenden Beitrag der Schwerpunkt auf Makropterie, wenn auch ebenfalls noch ein anderer (hier nicht berücksichtigter) Dichteinfluß auf mikroptere wie makroptere Tiere vermutet werden muß (KÖHLER, in lit.; OPITZ, in lit.).

Das beträchtlich verringerte Nettoreproduktionsvermögen makropterer Imagines von *Ch. parallelus* beruht auf langsamer sexueller Reife, gefolgt von einer viel späteren Paarung und Eiablage sowie einer dann reduzierten Oothekenproduktion (COLLINS 1945, RITCHIE et al. 1987, MANZKE 1993). Es betrifft wahrscheinlich beide Geschlechter, wie die angeführten Kreuzungsversuche belegen, obwohl makroptere Männchen grundsätzlich nicht schlechter zur Paarung kommen als mikroptere (REINHARDT 2001). Andere Fitnessparameter im Lebenszyklus sind davon offenbar nicht betroffen, reagieren aber graduell auf Dichte allgemein.

Hierbei rücken makroptere Gomphocerinae zwangsläufig in die Nähe der Phasen von Wanderheuschrecken (UVAROV 1966, NADIG 1988). Dies umso mehr, als RUBTZOV (1935), allerdings bei sehr hohen Dichten (bis 150 Ind./m²) von *Ch. albomarginatus*, ähnliche Phänomene (in Färbung, Morphologie und Verhalten) nachweisen konnte, wie sie von gregären Wanderheuschrecken bekannt sind. Demgegenüber fanden HEIFETZ & APPLEBAUM (1995) bei *Aiolopus thalassinus*, daß Larven unter hohen Haltungsdichten (200 Ind./Käfig) nicht mit Farb- und Morphometrieänderungen, wohl aber in physiologischen Parametern reagieren. Ein Vergleich der seit langem bekannten Ausprägungen nach der Phasentheorie mit den sehr viel weniger gut untersuchten Folgen von Langflügligkeit zeigt dennoch an vielen Stellen Diskrepanzen, die trotz gleicher dichtebedingter Verursachung auf zwei unterschiedliche Phänomene hinweisen. Am Beispiel von acht allgemeinen Merkmalen zeigen sich auffällige Unterschiede (Tab. 8), so daß die Nachweise von diesbezüglichen Ähnlichkeiten nicht-gregärer Arten (RUBTZOV 1935, HEIFETZ & APPLEBAUM 1995) mit Wanderheuschrecken eher als analoge Phänomene zu deuten sind.

Tab. 8: Gegenüberstellung von Phasen- und Makropterie-Theorie anhand von Populationsmerkmalen bei Acrididae. Nach Zusammenfassungen in UVAROV (1966, Phasen-Theorie) sowie INGRISCH & KÖHLER (1998) und anhand eigener Untersuchungen (Makropterie-Theorie).

| Merkmale | Phasen-Theorie | Makropterie-Theorie |
|----------------------|---|---|
| Merkmalsausbildung | kontinuierlich (\pm in Übergängen) | diskontinuierlich (\pm sprunghaft) |
| Stadienbeeinflussung | Larven (La), Imagines (Im) | (späte Larven), Imagines |
| Reproduktion | mehrere Parameter betroffen | nur Oothekenzahl verringert |
| Morphometrie | viele Merkmale verändert | bes. Flügelausbildung betroffen |
| Aktivität | La wandern, Im fliegen weg | La normal aktiv, höchstens einige Im fliegen kurze Strecken |
| Ausprägung | \pm alle Ind. Betroffen | niemals alle Ind. betroffen |
| Färbung | Tiere verfärben sich (\pm dunkel) | stabile Farbmorphen bleiben |
| Physiologie | infolge erhöhten Stoffwechsels zahlreiche Veränderungen | verlangsamte Entwicklung legt reduzierten Stoffwechsel nahe |

Populationsökologische Bedeutung

Ausgehend von den beobachteten, teils massenhaften Flügen makropterer *Ch. parallelus* (BRUCKHAUS 1986; MANZKE 1993, 1995) wird Langflügligkeit als eine Strategie gedeutet, durch die infolge Wegflugs lokal hohe Dichten rasch verringert und gleichzeitig neue Lebensräume besiedelt werden können (LAUBMANN 1994, MEINEKE 1994). Dagegen scheinen die aus Laborexperimenten von RITCHIE et al. (1987) abgeleiteten Deutungen für Makropterie, nämlich effektivere Räubermeidung, bessere Aufwärmung und Stridulation langflügliger Tiere, öko/ethologisch zu wenig schlüssig. Hinzu kommt, dass dabei weder in der Haltdichte ein signifikanter induktiver Einfluß gefunden noch eine genetisch angelegte Dispersalstrategie (der ohnehin als flugunfähig erklärten Tiere) für möglich gehalten wurde.

Abweichend davon, wird nun aus den hier dargestellten Befunden wieder der Reproduktionseinschränkung eine zentrale Bedeutung eingeräumt (wie es RAMME 1931 schon anklingen ließ) und damit einer vierten Ansicht (vgl. 1-3 in Einleitung) das Wort geredet wird. In einer Population mit hoher Dichte kommt es nämlich durch Entstehung makropterer Tiere zu stark einschränkenden Effekten, und zwar nicht nur infolge der oben genannten imaginalen Entwicklungs- und Ablageverzögerungen, sondern auch noch durch spätere Kreuzpaarungen mit normalflügligen Imagines. Dadurch wird das Reproduktionspotential für die nächste Generation drastisch reduziert und eine Ressourcenlimitierung (Grasnahrung) der evolutiv für stabile Habitate bereits auf Kurzflügligkeit selektierten Art vermieden.

Die eventuelle Dispersalmöglichkeit langflügliger Tiere erscheint bei dieser Auffassung als eher unbedeutendes Nebenprodukt, dürften doch die fortpflanzungsbiologischen Nachteile den Vorteil der Ausbreitung (bei der noch ein sehr viel stärkerer Räuberdruck zu erwarten ist) weitgehend wieder zunichte machen. Dies schließt nicht aus, daß einzelne makroptere Tiere auch fliegend einige hun-

dert Meter zurücklegen und dabei - eher wohl zufällig - in andere Lebensräume geraten können (REINHARDT & KÖHLER 2002). Doch werden dies aufgrund der immer wieder eingeräumten Einschränkungen zu makropteren Tieren (vielfach flugschwach, viele bleiben dennoch ortstet, seltene Witterungskonstellation für Flug notwendig) Einzelfälle bleiben, deren ökologische Bedeutung sicherlich weit überschätzt wird.

Danksagung

Bereits vor Jahren sandten mir freundlicherweise Herr Dr. habil. Alfred BRUCKHAUS (damals Bonn) seine Dissertation und Herr Dipl.-Biol. Uwe MANZKE (damals Göttingen) seine der Makropterie gewidmete, leider weitgehend unpubliziert gebliebene Diplomarbeit. Anregend waren auch die Diskussionen mit ihnen und mit Dr. Thomas MEINEKE (Bodensee) sowie in den letzten Jahren mit meinen Mitarbeitern Dipl.-Biol. Stefan OPITZ (Jena) und Dr. Klaus REINHARDT (derzeit Leeds / U.K.), der auch kritische Anmerkungen zum Manuskript und einzelne Literaturhinweise beisteuerte. Weitere nützliche Hinweise zum Manuskript gab schließlich ein unbekannter Referee. Allen Genannten sei herzlich gedankt.

Verfasser:

Dr. Günter Köhler
Friedrich-Schiller-Universität Jena
Institut für Ökologie
Dornburger Str. 159
D-07743 Jena
e-mail: Guenter.Koehler@uni-jena.de

Literatur

- BRUCKHAUS, A. (1986): Vergleichende Labor- und Freilanduntersuchungen zur Ökologie und Verbreitung der Springschrecken des Raumes Oberwinter (Mittelrhein). - Inaugural-Diss., Univ. Bonn, 145 S. (unveröff.)
- CLARK, E.J. (1942): Occurrence of *Chorthippus parallelus* (ZETT.) f. *macroptera* (Orth., Acrididae) in Britain. - Ent. mon. Mag. 78: 161-166.
- COLLINS, G.B. (1945): Some observations on macropterism in *Chorthippus parallelus* (ZETT.) (Orth., Acrididae). - Ent. mon. Mag. 81: 179-182.
- HARZ, K. (1957): Die Geradflügler Mitteleuropas. - Fischer, Jena, 494 S.
- HEIFETZ, Y. & APPLEBAUM, S.W. (1995): Density-dependent physiological phase in a non-migratory grasshopper *Aiolopus thalassinus*. - Ent. Exp. Appl. 77: 251-262.
- HEIFETZ, Y., APPLEBAUM, S.W. & POPOV, G.B. (1994): Phase Characteristics of the Israeli Population of the Migratory Locust, *Locusta migratoria* (L.) (Orthoptera: Acrididae). - J. Orth. Res. 2: 15-20.
- HEINRICH, W.; MARSTALLER, R.; BÄHRMANN, R.; PERNER, J. & SCHÄLLER, G. (Hrsg.) (1998): Das Naturschutzgebiet "Leutatal" bei Jena - Struktur- und Sukzessionsforschung in Grasland-Ökosystemen. - Naturschutzreport 14: 1-424.
- INGRISCH, S. & KÖHLER, G. (1998): Die Heuschrecken Mitteleuropas. - Westarp Wissenschaften, Magdeburg, 460 S.

- KÖHLER, G. (1987): Die Verbreitung der Heuschrecken (Saltatoria) im Mittleren Saaletal um Jena (Thüringen) - Bestandsaufnahme und Faunenveränderung in den letzten 50 Jahren. - Wiss. Zeitschr. FSU Jena, Naturwiss. R. 36: 391-434.
- KÖHLER, G. (1988): Persistenz und Genese von Heuschrecken-Assoziationen (Orthoptera: Acrididae) in zentraleuropäischen Rasenökosystemen. - Zool. Jb. Syst., Jena 115: 303-327.
- KÖHLER, G. (1991): Investigations on diapause and non-diapause in Central European grasshopper eggs (Acrididae: Gomphocerinae). - Zool. Jb. Syst., Jena 118: 323-344.
- KÖHLER, G. & BRODHUN, H.-P. (1987): Untersuchungen zur Populationsdynamik zentraleuropäischer Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). - Zool. Jb. Syst., Jena 114: 157-191.
- LAUBMANN, H. (1994): Untersuchungen zur Makropterie von *Chorthippus parallelus* anlässlich eines Massenauftritts. - Articulata 9(1): 73-82.
- LOHER, W. (1990): Pheromones and Phase Transformation in Locusts. In: CHAPMAN, R.F. & A. JOERN, eds., Biology of Grasshoppers. - John Wiley & Sons, New York et al., 337-355.
- MANZKE, U. (1993): Untersuchungen zum Flügelpolymorphismus, zur Dispersion und zur Feukundität bei *Chorthippus parallelus* (Caelifera: Acrididae). - Diplomarbeit Univ. Göttingen, 106 S. (unveröff.)
- MANZKE, U. (1995): Freilandbeobachtungen zum Abflugverhalten makropterer *Chorthippus parallelus* (ZETTERSTEDT) (Acrididae: Gomphocerinae). - Articulata 10: 61-72.
- MEINEKE, TH. (1994): Verbreitung brachypterer und makropterer Individuen von *Chorthippus parallelus* (ZETTERSTEDT) im Hochharz (Orthoptera: Acrididae). - Göttinger Naturkd. Schriften 3: 55-66.
- NADIG, A. (1988): Massenvermehrung und Makropterie bei *Bicolorana bicolor*, *Chorthippus parallelus* und *Arcyptera fusca* (Insecta: Orthoptera). - Atti Acc. Rov. Agiata 236:135-139.
- NOLTE, D.J. (1963): A pheromone for melanization of locusts. - Nature (London) 200: 660-661.
- OBENG-OFORI, D.; TORTO, B. & HASSANALI, A. (1993): Evidence for mediation of two releaser pheromones in the aggregation behavior of the gregarious desert locust, *Schistocerca gregaria* (FORSKAL) [Orthoptera: Acrididae]. - J. Chem. Ecol. 19: 1665-1676.
- PENER, M.P. & YERUSHALMI, Y. (1998): The physiology of locust phase polymorphism: an update. - J. Insect Physiol. 44: 365-377.
- RAMME, W. (1931): Verlust oder Herabsetzung der Fruchtbarkeit bei macropteren Individuen sonst brachypterer Orthopterenarten. - Biol. Zbl. 51: 533-540.
- RAMME, W. (1951): Zur Systematik, Faunistik und Biologie der Orthopteren von Südost-Europa und Vorderasien. - Mitt. zool. Mus. Berlin 27: 1-432.
- REINHARDT, K. (2001): Determinants of ejaculate size in a grasshopper (*Chorthippus parallelus*). - Behav. Ecol. Sociobiol. 50: 503-510.
- REINHARDT, K. & KÖHLER, G. (1999): Costs and Benefits of Mating in the Grasshopper *Chorthippus parallelus* (Caelifera: Acrididae). - J. Insect Behav. 12: 283-293.
- REINHARDT, K. & KÖHLER, G. (2002): Bedeutung aktueller Befunde der Verhaltensökologie für den Artenschutz. Dargestellt am Beispiel der Heuschrecken. - Naturschutz u. Landschaftsplanung 34(6). (im Druck).
- RITCHIE, M.G.; BUTLIN, R.K. & HEWITT, G.M. (1987): Causation, fitness effects and morphology of macropterism in *Chorthippus parallelus* (Orthoptera: Acrididae). - Ecol. Entomol. 12: 209-218.
- ROFF, D. (1986): The evolution of wing dimorphism in insects. - Evolution 40(5): 1009-1020.

- RUBTZOV, I.A. (1935) Phase variation in non-swarming grasshoppers. - Bull. ent. Res. 26, 499-524.
- SCHMIDT, G.H. (1997): Pheromones in *Schistocerca gregaria* (FORSK.): The present situation. In: KRALL, S.; PEVELING, R. & DLALLO, D.BA. eds., New Strategies in Locust Control. - Birkhäuser, Basel, 313-321.
- SIMPSON, S.J.; DESPLAND, E.; HAGELE, B.F. & DODGSON, T. (2001): Gregarious behavior in desert locusts is evolved by touching their back legs. - Proc. Natl. Acad. Sci. USA 98, 3895-3897.
- UVAROV, B.P. (1966): Grasshoppers and Locusts. A Handbook of General Acridology. Vol. 1. - Univ. Press, Cambridge, 481 pp.